

PDF hosted at the Radboud Repository of the Radboud University Nijmegen

The following full text is a publisher's version.

For additional information about this publication click this link.

<http://hdl.handle.net/2066/83669>

Please be advised that this information was generated on 2017-12-06 and may be subject to change.

EVOLUTIETHEORIE: DARWIN EN VERDER^{1, 2}

Gert Flik & Palmyre Oomen

Inleiding – Evolutietheorie in hoofdlijnen

Charles Darwin (1809-1882) wordt algemeen beschouwd als de grondlegger van de evolutietheorie. In 1859 publiceert hij als eerste die theorie in zijn boek '*On the origin of species by means of natural selection*'.

Darwins evolutietheorie biedt een natuurwetenschappelijke, materialistische verklaring voor de evolutie van het leven op aarde. Ze houdt in dat erfelijke eigenschappen binnen populaties van organismen veranderen in de loop van generaties als gevolg van erfelijke variatie, voortplanting en natuurlijke selectie.

Darwins idee is als volgt vereenvoudigd weer te geven: alle individuen van eenzelfde soort vertonen onderlinge variatie die deels overerfbaar is. Sommige individuen hebben gunstiger eigenschappen, passen beter bij hun omgeving, dan andere. Het beter passen blijkt uit langer leven en vooral uit meer nakomelingen produceren (die deels ook die erfelijke eigenschap hebben). Omdat er een beperkte hoeveelheid is aan zaken als voedsel en ruimte, wordt de totale hoe-

- 1 We zijn Peter H.M. Klaren zeer erkentelijk voor de vele discussies over evolutie en biologie. Zijn inbreng is zeer belangrijk geweest voor dit verhaal.
- 2 Opmerking van de auteurs: wegens beperkte paginaruimte is niet steeds volledige verwijzing naar achterliggende literatuur gegeven; een persoonlijke selectie van stimulerende referenties is vermeld.

veelheid individuen niet groter, maar zal het aandeel van de beter passende variëteit daarin toenemen. Op deze wijze selecteert de natuur die variëteit die het meest passend is. Zo verandert de soort gaandeweg qua kenmerken. Veranderingen die gunstig zijn en dus door de selectie bestendig worden, zijn vanwege hun erfelijk karakter vastgelegd in de erfelijke opmaak van de betreffende variëteit (het genoom). Daarbovenop kunnen weer nieuwe veranderingen komen, en indien gunstig, kunnen ook die weer tot het vaste erfelijke bestand van die variëteit gaan behoren. Over vele generaties kan zo de oorspronkelijk soort dusdanig veranderd zijn, dat we spreken van een nieuwe soort. Soortvorming is dus een geleidelijk en vaak langzaam proces, een gevolg van stapeling van genetische veranderingen (die altijd willekeurig in het genoom optreden), in stand gehouden door natuurlijke selectie.

Wanneer subgroepen (populaties) van een soort leven in verschillende gebieden, dan kan daardoor in het ene gebied een bepaald kenmerk door selectie bevorderd worden, en in het andere gebied een ander kenmerk. Zo kunnen over de loop van vele generaties die twee populaties stap voor stap zodanig van elkaar gaan verschillen dat ze niet meer onderling kunnen voortplanten. Dan is de ene soort gesplitst in twee soorten.³

- 3 Theoretisch worden er verschillende soortvormingsprocessen ('speciatie') onderscheiden: *allopatrische* speciatie waarbij een natuurlijke barrière een populatie opsplijt in twee gescheiden populaties die hun eigen evolutionaire weg inslaan en twee soorten gaan vormen. Denk hierbij bijvoorbeeld aan een stijgende zeespiegel waardoor een deel van een populatie op een eiland afgezonderd raakt. Verder onderscheidt men *peripatrische* en de *parapatrische* speciaties, waarbij het vrijkomen van een nieuw woongebied (habitat) in de buurt van (peripatrisch) of direct grenzend aan (parapatrisch) het gebied van de oorspronkelijke populatie de aanleiding vormt voor soortvorming. Een deel van de oorspronkelijke populatie verhuist naar die nieuwe habitat en ondervindt daar een andere evolutionaire druk. *Sympatrische*

Zoals gezegd is dit een zeer vereenvoudigde inleidende weergave van de evolutietheorie. In het vervolg zullen we zien dat het proces van evolutie niet enkel dit stap-voor-stap verloop kent. Dat de variatie op vele manieren in het proces kan binnen komen (door genetische mutaties en recombinitie van genetisch materiaal, maar ook door 'genetic flow' en 'horizontal gene transfer') en dat het feitelijke verloop niet alleen een gevolg is van natuurlijke selectie op betere passendheid ('fitness'), maar soms ook af kan hangen van toevalsfactoren ('genetic drift'). Met andere woorden, in de ruim anderhalve eeuw na het verschijnen van Darwins publicatie heeft de evolutietheorie stand gehouden, maar ook belangrijke verdere ontwikkelingen doorgemaakt. Deze berusten vooral op later verworven inzichten uit de genetica, de populatiegenetica en het genoomonderzoek. We zullen elementen daarvan hieronder tegen komen.

Darwin sluit zijn boek *On the Origin of Species* af met de volgende zin: 'There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved'. Het allerlaatste woord van Darwins magnum opus is 'geëvolueerd' (niet eens evolutie!), en het is de enige keer dat hij het woord in dit boek gebruikt. Het is goed dit op te merken. Darwins naam, zijn werk en evolutietheorie worden vaak in één adem genoemd, terwijl de schrijver zelf steeds slechts voorzichtig conclusies trekt rond zijn bevindingen, omdat hij zich ervan bewust was dat zijn materialistische idee van natuurlijke selectie goddelijke voorzienigheid en een voorbestemming van de mens als top-punt van evolutie onwaarschijnlijk maakte. Darwin overdenkt

speciatie tot slot is het proces waarbij genetische veranderingen binnen een populatie, en binnen dezelfde habitat, tot een nieuwe soort leidt.

in de laatste paragraaf van *'On the Origin of Species'* zijn precieze waarnemingen aan een rijkbegroeide rivieroever met een grote rijkdom aan planten en dieren ('an entangled bank'), en vraagt ons te overdenken dat alle verschillende levensvormen die men daar ziet, met hun soms uiterst ingewikkelde bouwplannen, niet onafhankelijk van elkaar mogen worden gezien en het resultaat zijn van biologische wetmatigheden die klaarblijkelijk elk moment om ons heen hun krachten uitoefenen. De grote evolutiebioloog Ernst Mayr beantwoordt in zijn boek *What Evolution Is* de veelgestelde vraag of evolutie een feit is met: 'ja, evolutie is een feit, niet een idee, iets theoretisch of een concept, maar de naam voor een zeer ingewikkeld, maar goed beschreven proces in de natuur, waarvoor al ruim 150 jaar natuurwetenschappelijke bewijzen worden aangedragen'.⁴

In de moderne biologische wetenschap liggen tal van uitdagingen: één daarvan is, nog steeds, in detail te begrijpen hoe soorten (zijn) ontstaan; een tweede het construeren van de boom van het leven met een beschrijving van de volledige diversiteit van organismen op aarde.⁵ Het zijn uitdagingen die Darwin al onderkende. Het feit dat deze twee uitdagingen er in 2010 nog steeds liggen geeft aan dat Darwins *Origin* slechts een start is geweest van nu meer dan anderhalve eeuw denken over evolutie en de onderlinge samenhang tussen levensvormen op aarde.

Onderstaand zullen we eerst de darwiniaanse visie op het ontstaan van soorten nader bezien. In aansluiting daarop beschrijven we de verdere ontwikkelingen in het zogeheten neo-darwinisme. Vervolgens zullen we stilstaan bij het buitenge-

4 E. Mayr, *What Evolution Is*, London, Phoenix publishers, Orion Books Ltd., 2002, p. 303 (vertaling van de auteurs).

5 K. Schwenk, D. K. Padilla, G. S. Bakken & R. J. Full, 'Grand challenges in organismal biology', in: *Integrative and Comparative Biology* 49 (2009), p. 7-14.

woon grote terrein van eencellig leven waar al het latere meercellige leven van planten en dieren uit ontstaan is, en waar Darwin zelf weinig aandacht aan heeft besteed. Het is een terrein dat de gemoederen van biologen bezig houdt, mede omdat het de grenzen van de darwiniaanse evolutietheorie te buiten lijkt te gaan. In de korte slotparagraaf worden enkele lijnen doorgetrokken naar de evolutie van de mens.

Evolutie volgens Darwin: het ontstaan van soorten

De evolutietheorie kent als het ware twee verschillende terreinen: het ene is het boven al beknopt aangegeven terrein van de theoretische verheldering van het *evolutiemechanisme*, het ander terrein betreft de ontrafeling van het feitelijke verloop van het *evolutieproces*, welke soorten zijn nu uit welke soorten ontstaan en wanneer. Dit laatste betreft het construeren van 'de boom van het leven' om een overzicht van het leven op aarde en de onderlinge samenhang daarvan beter te leren begrijpen.

Evolutiemechanisme

Bezien we eerst Darwins ontdekkingen nader wat betreft het beginsel van soortvorming: het *evolutiemechanisme*.

Darwin heeft voor het beginsel van soortvorming in zijn wetenschappelijk werk talloze feiten aangedragen.⁶ Desondanks is het fenomeen soortvorming nog steeds niet volledig opgelost en geeft het anderhalve eeuw na het verschijnen van *On the Origin of Species* nog aanleiding tot felle discussies. Darwin was een zeer belezen en voor zijn tijd uiterst communicatief wetenschapper. Hij schreef dagelijks vaak meerdere brieven aan collega-wetenschappers. Hij kende onder meer het taxonomisch werk van Linnaeus, het gra-

6 A. Desmond & J. Moore, *Darwin: De biografie*, Amsterdam, Nieuw Amsterdam, 1991.

dualisme van Hutton, de evolutie (!) volgens Lamarck en van zijn eigen grootvader Erasmus Darwin, de populatietheorie van Malthus, de paleontologie volgens Cuvier. Darwins reis om de wereld gaf hem gelegenheid om een unieke en mondiale visie op flora en fauna op te bouwen. Zijn persoonlijke precisie, gedrevenheid, en zuiver-wetenschappelijke instelling droegen verder bij aan een overweldigende verzameling gegevens waaruit hij uiteindelijk zijn evolutiegedachte zou destilleren, namelijk dat soorten ontstaan door natuurlijke selectie. Darwin was niet de enige die met deze gedachten speelde. Ook zijn tijdgenoot en vriend Wallace ontwikkelde onafhankelijk, en beschreef op hetzelfde moment, het evolutieprincipe met soortvorming gebaseerd op natuurlijke selectie. Inhoudelijk kwamen de gedachten van beide wetenschappers vrijwel overeen.

Door een aantal waarnemingen en conclusies van Darwin op te sommen ontstaat een helder beeld van de ontwikkeling van zijn inzichten rond natuurlijke selectie en soortvorming. Het was Darwin opgevallen dat planten en dieren vaak veel meer nakomelingen produceren dan ze kunnen onderhouden en die uiteindelijk zullen bijdragen aan de voortplanting. Soortgelijke waarnemingen had Malthus al gedaan voor de mens in zijn socio-economisch 'Essay on the Principle of Population' (1798). Het leidde Darwin tot de uitspraak over overvloedig nakomelingschap in de natuur: 'it is the doctrine of Malthus applied to the whole animal and vegetable kingdoms'. Aan deze waarneming gekoppeld, redeneerde Darwin dat het aantal organismen van een bepaalde soort van generatie op generatie ongebreideld zou moeten toenemen tenzij er een rem zou zitten op die toename; in de natuur zijn populaties, met uitzondering van seizoensvariaties, getalsmatig meestal min of meer stabiel. Een belangrijke oorzaak daarvoor is dat energievoorraden (eten) in de natuur begrensd zijn en de aanwas van populaties beperken. Dit betekent ook dat er competitie zal zijn tussen leden

van een populatie om die energie, een strijd om het bestaan (evenzo competitie voor partners, ruimte, water *et cetera*). Een tweede opmerkelijke waarneming was dat individuen in een populatie vaak een grote variatie laten zien in eigenschappen (neem bijvoorbeeld het bandenpatroon op de huisjes van tuinslakken); in feite zijn niet twee individuen in een populatie exact hetzelfde. En dit houdt in dat individuen van een populatie van elkaar verschillen in de waarschijnlijkheid waarmee ze overleven: met andere woorden 'Survival of the fittest' ('fit' wordt door Darwin gebruikt in de zin van passend!).

Veel van de variatie tussen individuen is overerfbaar, zag Darwin. Dit laatste inzicht is des te opmerkelijker als we ons realiseren dat Darwin geen weet lijkt te hebben gehad van Mendels genetica (de eerste publicaties daarover verschenen in 1865). Zoals in de Inleiding reeds uiteengezet, was het baanbrekende inzicht van Darwin dat een proces van 'natuurlijke selectie' ervoor kan zorgen dat er in de loop van vele generaties een stapeling van overerfbare veranderingen kan optreden wat kan uitmonden in de vorming van een nieuwe soort. Natuurlijke selectie is dus de drijvende kracht achter soortvorming.

Het evolutieproces is een proces met toevallige en niet-toevallige kanten. Tot de toevallige gebeurtenissen rekenen we onder meer herschikking van genetisch materiaal bij de vorming van de geslachtscellen en de bevruchting ('recombinatie') en plotselinge ongerichte wijzigingen van het genetisch materiaal ('mutatie'); tot de niet-toevallige onder meer gerichte partnerkeuze (seksuele selectie) en de hierboven besproken selectie op succesvolle individuen (natuurlijke of overlevingsselectie), gebeurtenissen met een niet te onderschatten rol in de soortsvorming.

Wanneer een soort langzaam verandert in een nieuwe soort kunnen twee soorten naast elkaar blijven bestaan; ook kan de oorspronkelijke soort verdwijnen en plaats maken

voor de nieuwe soort en hooguit als tastbaar fossiel voortleven (of virtueel voortbestaan in een modern systematisch gegevensbestand).

Dit inzicht in het ontstaan van soorten uit elkaar brengt Darwin terugredenerend tot de conclusie dat al het leven op aarde afstamt van een (of enkele) gemeenschappelijke voorouder(s).

Nieuwe soorten ontstaan geleidelijk door een stapeling van aanpassingen (adaptaties, 'features' in Darwins woorden) uit een gemeenschappelijke voorouder en nemen de plaats in van minder succesvolle soorten of vinden hun eigen niche waardoor steeds meer soorten ontstaan.

Het optreden van erfelijke variaties en de selectie daarop (zodat ze zich bestendigen tot 'features') is dus de drijvende kracht achter soortvorming. In Darwins materialistische visie zijn adaptaties zowel het aangrijpingspunt als het resultaat van selectiedrukken.

De term 'adaptatie' kent in de biologie soms verschillende betekenissen. In Darwins theorie staan adaptaties voor eigenschappen of kenmerken van plant of dier die een gevolg zijn van een selectieproces dat zich over vele generaties heeft voltrokken. Adaptatie kan daarnaast ook gebruikt worden om het proces aan te geven waarmee natuurlijke selectie het genoom aanpast om 'fitness' (in een bepaalde niche passen) te verhogen. Niet-erfelijke aanpassingen tijdens het leven van een organisme (bijvoorbeeld om omgevingsveranderingen te compenseren, en die derhalve het aanpassingsvermogen van het organisme weerspiegelen), worden soms ook adaptaties genoemd. Echter om verwarring te voorkomen spreekt men dan liever van 'acclimatie' en reserveert men de term adaptatie voor processen die over generaties spelen.

Het bezit van het rode bloedpigment hemoglobine is een adaptatie (in de eerste zin) die de zuurstoftransportcapaci-

teit van het bloed vergroot. Dat kan begrijpelijke voordelen bieden. Er zijn vele organismen zonder hemoglobine, ook gewervelde dieren. Een mooi voorbeeld zijn de ijsvissen. Deze vissen leven in onderkoeld zeewater (2° C onder nul) en hebben een zo traag verlopende stofwisseling dat hun zuurstofbehoefte laag is en ze geen hemoglobine nodig hebben om aan grote zuurstofbehoefte te voldoen. Op het gen dat codeert voor hemoglobine heerst in deze vissen geen evolutionaire druk en het gen is over generaties verloren gegaan: hogere hemoglobinegehalten kunnen beschouwd worden als een adaptatie aan een omgeving met een laag zuurstofgehalte.

Een verhoogd hemoglobinegehalte kan in deze zin een adaptatie zijn (wanneer een populatie zich heeft aangepast aan een niche met een constant verlaagd zuurstofgehalte), maar ook een acclimatie (denk aan conditietraining op grote hoogte, een proces dat zich afspeelt binnen het bestaan van een individu).

Omdat 'adaptatie' zo'n grote rol speelt in de evolutietheorie en in evolutionaire verklaringen, is het goed er hier nog langer bij stil te staan, en met name erop te wijzen dat er gemakkelijk verkeerde conclusies worden getrokken. Het vergt namelijk veel onbevooroordeelde studie om erachter te komen *of* een bepaald feitelijk kenmerk te zien is als een adaptatie (dus als aangrijpingspunt of resultaat van selectiedruk) en zo ja, van welke selectiedruk dat dan is. Zo is bijvoorbeeld lang gedacht dat de lange nek van de giraffe resultaat was van selectiedruk samenhangend met de hoge boomtakken en bladeren die de giraffen eten. Dit blijkt echter een onjuiste redenering. Was dit namelijk wél het geval dan is het onbegrijpelijk dat de vrouwtjesgiraffen een kortere nek hebben terwijl ze op hetzelfde voedsel zijn aangewezen. Misschien is een juistere verklaring dat de lange en vooral zware nek de mannetjes een voordeel geeft in de onderlinge gevechten. Voor de mannetjes is het dan een 'adaptatie', namelijk selectief voordeel brengend in het vechten, voor de

vrouwtjes brengt het geen selectievoordeel in dit opzicht. Voor beide, mannetjes en vrouwtjes, geldt dat de zo om andere redenen onstane lange nek handig is om ook hoog in bomen voedsel te kunnen verzamelen. Dit voordeel (wat niet als selectiedruk heeft gewerkt) is in relatie tot deze functie een bijkomstigheid, en dat noemen we een ‘exaptatie’. De les van dit verhaal is dat we moeten waken voor zogenaamd ‘adaptionisme’: het onjuist ‘verklaren’ van biologische structuren uit huidige functies.⁷

Tot slot verdient het volgende nog aandacht: organismen hebben een bepaalde verschijningsvorm (fenotype) die afhangt van de genetische opmaak (genotype), de individuele levensloop en de omgeving. De selectie gebeurt op het fenotype. Dit kan alleen een blijvend (overerfbaar) effect opleveren voor zover dit fenotypische kenmerk gekoppeld is aan een genotypisch kenmerk. Alleen dan kan de selectie leiden tot evolutie. Evolutie is dus een resultante van adaptaties die tot uiting komen in veranderingen in het genetisch materiaal over vele generaties.

Darwins evolutietheorie van ‘gemeenschappelijke afstamming met modificaties’ houdt samengevat in dat nieuwe en verschillende soorten voortkomen uit oudere soorten. Soorten ontstaan, veranderen en verdwijnen. Vorming van nieuwe soorten die een eigen niche vinden naast bestaande soorten leidt in principe tot een toename van het aantal soor-

7 Een vergelijkbaar verhaal is te geven voor de evolutie van veren in vogels, en de lezer wordt uitgedaagd de volgende stappen te overdenken: 1) Veren zijn met hun isolatie-eigenschappen op de eerste plaats een adaptatie die thermoregulatie mogelijk maakte; 2) die zo onstane veren hebben als bijkomend voordeel dat ze geschikt zijn om insecten mee te vangen (exaptatie); 3) met grotere veren (adaptatie) kun je beter insecten vangen (selectiedruk); 4) en passant is als exaptatie het vliegen ontwikkeld; 5) verdere adaptaties en selectiedruk hebben veren en vliegvermogens verbeterd en verfijnd.

ten op aarde. Soortvorming door natuurlijke selectie als mechanisme voor evolutie is de crux van Darwins theorie.

Historisch evolutieproces: de boom van het leven

Richten we nu onze aandacht op de ontrafeling van het feitelijke verloop van het evolutieproces en de poging zo de boom van het leven op te stellen.

Zoals in de inleiding gezegd is het vinden en verfijnen van de 'tree of life' een van de grote uitdagingen in de (organismale) biologie. Een uiterst belangrijk aspect daarbij is een juiste schatting van de tijdschaal waarop soortvormingsprocessen zich kunnen afspelen en zich hebben afgespeeld op aarde. Darwins mentor Charles Lyell is met zijn baanbrekende inzichten in geologische processen, die zich volgens hem over vele miljoenen jaren moesten hebben afgespeeld, instrumenteel geweest in Darwins tijdsbesef. Vlak voor Darwin aan boord ging van de *Beagle* voor zijn reis rond de wereld (1831-1836), kreeg hij Lyells *Principles of Geology* onder ogen, een werk dat hij tijdens zijn verblijf op de *Beagle* las en dat van grote invloed zou zijn op zijn denken, bijvoorbeeld om een verklaring aan te dragen voor de aanwezigheid van zeefossielen hoog in het Andesgebergte. De geologie stond nog in haar kinderschoenen en Lyells overtuigend beschreven en frisse inzichten over onder andere aardlaagtektoniek en ouderdom van aardlagen verruimden het denkraam van Darwin essentieel. Lyell kwam met argumenten dat de aarde veel ouder moest zijn (wel 6 miljoen jaar volgens Lyell ...) dan de tot dan toe gehanteerde bijbelse 6000 jaar. Met dat inzicht werd het langzaam verlopende proces van soortvorming, met natuurlijke selectie als basismechanisme, veel beter verdedigbaar en te begrijpen.

Darwin was zeker niet de eerste die speelde met het idee van onderlinge afstamming van soorten, en dus met het idee van een 'boom van het leven'. Die eer komt de Amerikaanse geoloog Edward Hitchcock toe, die in 1840 als eerste twee bomen voor verwantschappen tussen planten en tus-

sen dieren publiceerde en daarmee het ontstaan van planten en dieren op aarde trachtte te schetsen. Hitchcocks tekeningen geven duidelijk aan dat hij ook al dacht dat soorten uit elkaar moeten zijn ontstaan.⁸ Darwin was erg voorzichtig met zijn tekening van zo'n boom die in de 1859-editie van *On the Origin of Species* verscheen. De alom bekende voorstudie stamt uit zijn notitieboekje uit 1837, toen hij voor het eerst, voorzichtig ('I think' schrijft hij erbij), een 'boom van het leven' tekende.⁹ Met de kennis van die tijd had de boom van het leven met name betekenis voor het concept van soortvorming en het postuleren van één gemeenschappelijke voorouder van al het leven op aarde. Met het streven naar constructie van een complete boom van het leven op aarde met onze huidige inzichten uit de moleculaire biologie en krachtige ondersteuning van computers is nog een ander doel gediend, namelijk de onderlinge afhankelijkheid van het leven in kaart te brengen. Volledigheid is daarbij het streven. Maar is dat wel haalbaar?

Op dit moment zijn er naar schatting 9 miljoen soorten levende organismen op aarde waarvan er ruim 2 miljoen zijn beschreven.¹⁰ Vermeld dient dat de schattingen over het aantal soorten op aarde ver uiteen lopen, en dat het getal van 9 miljoen fors naar boven bijgesteld dient te worden (tot wel 50 miljoen) vanwege de enorme aantallen voorheen onbekende ééncelligen die de moleculaire biologie recent aan het licht heeft gebracht.¹¹

Opgemerkt dient dat niet alleen in het verleden massale

8 G. van Maanen, 'Levensboom wordt steeds dynamischer', in: *Bionieuws* 21 (12 december 2009), p. 8-9.

9 Een gestileerde versie van deze tekening siert de kaft van deze uitgave.

10 F.D. Ciccarelli, T. Doerks, C. von Mering, C. J. Creevey, B. Snel & P. Bork, 'Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life', in: *Science* 311 (2006), p. 1283-1287.

11 R.M. May, 'How many species are there on earth?', in: *Science* 241 (1988), p. 1441-1449.

uitstervingsprocessen op aarde hebben plaatsgevonden, maar dat ook nu in de 21ste eeuw soorten in razend tempo uitsterven (nu vooral door toedoen van de mens). De vraag lijkt gerechtvaardigd of het dus ooit mogelijk zal zijn alle levensvormen die de aarde bewonen en bewoond hebben volledig in kaart te brengen. Daar komt bij dat er in de loop der geschiedenis zeker vijf maal massale uitstervingsprocessen zijn opgetreden.¹² Bij die rampen verdween soms meer dan 99% van alle leven dat tot dan toe op aarde bestond. De soortvorming moest na zo'n ramp in feite opnieuw beginnen en heeft dus daadwerkelijk een aantal keren 'doorstarts' moeten maken. We krijgen beter inzicht in het evolutieproces door ons af te vragen: Waarom hebben sommige soorten de rampen overleefd terwijl andere uitstierven? Welke adaptaties en vermogens die die soorten hadden verworven lagen daar aan ten grondslag? En zijn die adaptaties nog terug te vinden in huidige levensvormen op aarde?

Een voorbeeld van zo'n sterke overlever is de gemeenschappelijke voorouder van ons mensen en van de huidige vissen (en van vele andere uitgestorven of nog levende soorten). Die voorouder-vissen bewoonden ruim 450 miljoen jaar (dus al vóór de genoemde vijf massale uitstervingsprocessen) de oceanen. Zij en hun afstammelingen hebben dus klaarblijkelijk de wereldwijde rampen en veranderingen in hun omgeving zo doorstaan dat er nu nog steeds vissen op aarde zijn, en dat ze aan de basis staan van alle huidige gewervelde dieren. Wat maakte hen zo succesvol? Was het de bufferende werking van het zeewater, was het verdubbeling van het genetisch materiaal en de daarbij behorende uit-

12 Deze vijf massale uitstervingsprocessen vonden plaats ten tijde van het late Ordovicium (430 miljoen jaar geleden), in het late Devoon (360 miljoen jaar geleden), rond de Perm-Trias-overgang (245 en 208 miljoen jaar geleden) en ten tijde van het late Krijt (65 miljoen jaar geleden; ten gevolge van een meteorietinslag nabij Yucatan, Mexico, die het einde der dinosaurussen inluidde).

breiding van het palet aan regulerende eiwitten dat betere aanpassingen mogelijk maakte? Het zijn slechts twee speculatieve, maar reëel mogelijke verklaringen.

Het is goed om te wijzen op de enorme tijdspanne waarover de evolutie zich heeft voltrokken en om daarmee perspectief te bieden aan evolutieprocessen en de snelheid waarmee die (kunnen) verlopen. Dacht Lyell nog aan 6 miljoen jaren, inmiddels weten we dat het ontstaan van leven op aarde zich meer dan 3,5 miljard jaar geleden voltrok. Wanneer we onze aandacht richten op de evolutie van de moderne mens, *Homo sapiens*, dan moet gezegd dat op die enorme tijdschaal van 3,5 miljard jaar het ontstaan van de mens – aanvang zo'n 250.000 jaar geleden – een zeer recente flits is. Deze op de evolutionaire tijdschaal gemeten zeer korte evolutiegeschiedenis van de moderne mens verklaart dat er weinig fossielen zijn van de mensachtigen, waardoor de reconstructie van de evolutie van de mensachtigen lastig is.

Er kunnen ook andere redenen zijn die het moeilijk maken het evolutieproces te reconstrueren, bijvoorbeeld wanneer levensvormen niet makkelijk fossiliseren omdat ze geen gemineraliseerde, harde lichaamsdelen hebben (denk aan kwallen of naaktslakken). Er zijn dus meerdere, verschillende verklaringen aan te voeren, onder meer verschillen in snelheid van evolutie en in fossilisatiecondities (zie ook hieronder het verhaal over evolutie van de vleermuizen), voor het ontbreken van sluitend fossielenmateriaal om evolutie met soortsvorming als mechanisme te verklaren.

Voorafgaand aan de genoemde vijf grote uitstervingsprocessen is er een periode geweest van een enorme toename van de soortenrijkdom. Dat is de zogeheten 'Cambrische explosie' van zo'n 550 miljoen jaar geleden. We kunnen ons afvragen wat de bijzondere ecologische condities moeten zijn geweest die heersten in de aanloop naar en ten tijde van die Cambrische explosie en die leidden tot een plotselinge bloei van een zeer gevarieerde, voornamelijk uit zachte weef-

sels opgebouwde fauna in de wateren op aarde (onder meer de prachtige fossielen van de Burgess Shale in de Canadese Rocky Mountains getuigen van deze belangrijke fase in de ontwikkeling van het leven op aarde¹³). Echter, zowel twijfels rond onvermijdelijke onzekerheden in fysische dateringsmethoden als een grote onzekerheid rond welke levensvormen wel en welke niet bewaard zijn gebleven (onvolledigheid van het fossielenbestand in het algemeen) maken veel conclusies rond heel oude levensvormen en hun geschiedenis lastig en staan een snelle verbetering van onze inzichten in het ontstaan van soorten en evolutie in de weg.

Van Darwin naar 'neodarwinisme' of 'moderne synthese'

Na de publicatie in 1866 van Mendels inzichten over erfelijkheid en de herontdekking ervan door onder meer Hugo de Vries in het begin van de 20ste eeuw, en de ontwikkelingen in de populatiebiologie, ontstond rond 1940 uit de synthese van genetica, populatiegenetica en Darwins natuurlijke selectie het 'neodarwinisme', ook wel de 'moderne synthese' genoemd. Mendel beschreef de wetmatigheden waarmee organismen vaste eigenschappen aan de volgende generatie doorgeven en gaf daarmee een verklaring voor variaties binnen soorten dankzij recombinatie van de op zichzelf vast gedachte erfelijke factoren (later 'genen' genoemd). De Vries ontdekte bovendien dat die erfelijke factoren zelf ook niet altijd vast zijn, doch spontaan kunnen muteren.¹⁴ De

13 S.J. Gould, *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*, New York, W.W. Norton & Company, Inc, 1989.

14 Hoewel achteraf is gebleken dat de proeven van De Vries dit fenomeen van mutaties niet lieten zien, omdat hij namelijk van niet raszuiver materiaal was uitgegaan en derhalve tot verkeerde conclusies kwam, is later het optreden van mutaties wel bevestigd. Het optreden

ontdekkingen van Mendel en van De Vries vormden zo een aanvulling en onderbouwing van Darwins theorie, omdat zij de materiële basis voor de variëteit konden verklaren waar de natuurlijke selectie dan vervolgens op kan aangrijpen.

Hierbij voegde zich in de eerste decennia van de vorige eeuw het werk van populatiegenetici als R.A. Fisher, J.B.S. Haldane en Sewall Wright, die door middel van wiskundige analyses lieten zien dat het proces van soortvorming veel sneller kan verlopen dan voorheen werd gedacht, vanwege het feit onder meer dat combinaties van genen als een complex systeem interactie vertonen. Wright bracht ook aan het licht dat in kleine populaties erfelijke eigenschappen kunnen veranderen niet op basis van natuurlijke selectie, doch op basis van toevalsfactoren die bij een kleine populatie grote gevolgen kunnen hebben ('genetic drift'). Al deze verfijningen werden, werden mee opgenomen onder de benaming 'New Synthesis' (met grote namen als Ernst Mayr en Theodosius Dobzhansky). In de veertiger jaren kwam daar bovendien het inzicht bij dat DNA de materiële drager is van de door Mendel ontdekte erfelijke factoren, en in de zestiger jaren werd door James Watson en Francis Crick (mede op basis van materiaal van Rosalind Franklin) de moleculaire dubbele spiraalstructuur van dat DNA blootgelegd.

De moderne synthese, of het neodarwinisme, houdt vast aan de idee van langzame graduele verandering, zoals door Darwin verwoord. Het ziet soortvorming als een geleidelijk en langzaam proces, een gevolg van accumulatie van vele genetische veranderingen die via natuurlijke selectie bewaard bleven.

Dit 'gradualisme', het langzame ontstaan van nieuwe soorten, is echter een van de belangrijke onderwerpen van discussie binnen het neodarwinisme. Gradualisme, een direct

van mutaties in het genetisch materiaal is sindsdien een vast onderdeel van de evolutietheorie.

voortvloeijsel dus van Darwins evolutietheorie, voorspelt dat in fossielenbestanden tussenvormen van soorten moeten worden gevonden. Die blijken er evenwel maar zelden te zijn. Eén reden daarvoor zou kunnen zijn dat geïsoleerde populaties die aan het begin van nieuwe soortsvorming staan maar klein zijn geweest en mede daardoor moeilijk als fossiel terug te vinden. Ook kunnen we ons voorstellen dat ieder (nieuw) habitat zo zijn eigen fysisch-chemische condities kent die lang niet altijd gunstig hoeven te zijn voor fossilisatieprocessen, of dat carnivorie of herbivorie fossilisatie verhinderen. Er is echter nog een oorzaak te noemen: het feit dat niet alle organismen even snel evolueren (bacteriën bijvoorbeeld veel sneller dan eukaryoten) en het feit dat de evolutiesnelheid binnen eenzelfde groep soorten aanzienlijk kan verschillen draagt bij aan het niet-graduele karakter van de fossielenbestanden. Verschillen in evolutiesnelheid zijn echter strijdig met gradualisme waarin soortsvorming geleidelijk moet verlopen.

De grote Amerikaanse paleontoloog en evolutiebioloog Stephen J. Gould opperde in 1972, samen met Niles Eldredge, het model van 'punctuated equilibrium' (vertaald: 'doorbroken evenwicht') als een alternatief voor het gradualisme. Het idee van Gould en Eldredge is dat soortsvorming sprongsgevijs optreedt met majeure veranderingen in het genoom, die plots optreden na lange perioden met weinig of geen veranderingen. Dit strookt dan met het feit dat het fossielenrecord niet conform de voorspellingen van het gradualisme is opgebouwd: lange periodes van stasis (4 tot 10 miljoen jaar) met weinig 'evolutionaire' veranderingen wisselen af met het plots verschijnen van nieuwe soorten, en die soortsvorming lijkt in relatief korte periodes (5.000 tot 50.000 jaar) plaats te vinden.¹⁵

15 S. J. Gould & N. Eldredge, 'Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered', in: *Paleobiology* 3 (1977), p. 115-151.

Dat soortvorming relatief snel kan verlopen weten we van de snelle radiatie van Afrikaanse cichliden, een groep vissen die in enkele generaties (ook door de korte tijd die het vraagt de volgende generatie voort te brengen), tot nieuwe soorten kan evolueren als zich nieuwe habitats aanbieden. Zo zijn in het Victoriameer over een periode van 15.000 jaar meer dan 500 soorten ontstaan uit slechts enkele voorouders.¹⁶

Tegen de achtergrond van de controverse over 'gradualisme' versus 'punctuated equilibrium' is het interessant dat het voorbeeld van de snelle evolutie van vleermuizen in het vroege Eoceen (55 miljoen jaar geleden) argumenten aanreikt voor zowel gradualisme als 'punctuated equilibrium', omdat die twee in plaats van als elkaar uitsluitende daarin gezien kunnen worden als in elkaar overgaande verklaringen.

Binnen de zoogdieren laten vleermuizen een van de grootste en meest diverse uitwaaieringen van soorten zien die we kennen: vleermuizen vertegenwoordigen 20 procent van alle bestaande zoogdiersoorten! Er is nog steeds een grote onzekerheid over de vroege evolutie van vleermuizen. Fossielen van vleermuizen zijn namelijk heel zeldzaam. Dit voedt de idee van 'punctuated equilibrium' en lijkt in strijd met het gradualisme. Het geringe aantal fossielen kan deels verklaard worden uit het feit dat fysisch-chemische condities voor fossilisatie ongunstig zijn geweest;¹⁷ maar interessanter voor het debat stapsgewijze of sprongsgewijze evolutie is het inzicht dat er een andere, biologische, oorzaak kan gezocht worden in een heel snelle evolutie (zie hieronder) van deze dieren, want dat draagt niet bij aan het vinden van tussenvormen.

16 G. Fryer & T.D. Iles, *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution*. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1972.

17 Te denken is aan snelle rottingsprocessen vanwege het tropische klimaat, necrofagie en/of het ontbreken van sedimenten waarin fossilisatie op kan treden.

De vraag rijst dan welk mechanisme achter zo'n snelle evolutie kan zitten. De moderne moleculaire biologie stelt ons in staat een tip van de sluier op te lichten. Vergelijkend onderzoek naar botvorming in muizen (als hypothetisch model voor de boombewonende voorouder van vleermuizen) en vleermuizen brengt een opmerkelijk verschil aan het licht tussen deze dieren.¹⁸ Bij vleermuizen blijken de lange botten van de hand meer 'Bone Morphometric Protein 2' (BMP2) te bevatten dan bij muizen; BMP2 is een regulerend eiwit dat lengtegroei van botten controleert. De regulatie van het gen dat codeert voor BMP2 staat op zijn beurt onder controle van een beperkt aantal, mogelijk maar twee, 'meestergen'. De conclusie: één enkele veranderingsstap op het niveau van deze meestergen kan leiden tot vorming van extra BMP2 wat op haar beurt resulteert in een grote sprongsgewijze anatomische wijziging van een bot van het muizentype naar een bot van het vleermuizentype (wat vliegen mogelijk maakte, en dus selectief gunstig was). De grote sprong op anatomisch niveau blijkt dus samen te hangen met slechts een kleine verandering in een 'meestergen'. Daarmee vervalt hier het verschil tussen stapsgewijs en sprongsgewijs.

Het vleermuizenverhaal staat niet op zichzelf: eenzelfde BMP-afhankelijk proces ligt ook ten grondslag aan de snavelvariatie van de Darwinvinken op de Galapagoseilanden.¹⁹

Een vraag waar de evolutiebiologie nu dus voor staat is of het mutaties in gevoelige regulator- of meestergen zijn geweest die de Cambrische explosie in gang hebben gezet, die 'plotselinge' (op de geologische tijdschaal) bloei aan levens-

¹⁸ K.E. Sears, R.R. Behringer, J.J. Raasweiler IV & L.A. Niswander, 'Development of bat flight: Morphologic and molecular evolution of bat wing digits', in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103 (2006), p. 6581-6586.

¹⁹ A. Abzhanov, M. Protas, B.R. Grant, P.R. Grant & C.J. Tabin, 'BMP4 and Morphological Variation of Beaks in Darwin's Finches', in: *Science* 305 (2004), p. 1462-1465.

vormen en bouwplannen in het vroege Cambrium (550 miljoen jaar geleden). Veranderingen op aarde, zoals het ontstaan van een zuurstofrijke atmosfeer door zuurstofproductie door cyanobacteriën, een verschuiving van sulfaatrijke naar chloriderijke oceanen, grote bewegingen in de aardkorst en verschuivingen van continenten vroegen om drastische aanpassingen van het leven. Snelle adaptatie kan voordelen bieden bij competitie om een nieuw vrijgekomen niche en dus evolutionair voordeel bieden. De fysich-chemische condities zijn over de periode dat het leven op aarde evolueerde sterk veranderd en de condities zijn pas relatief recent gunstig geweest om tot fossilisatie van harde lichaamsdelen (botten met calciumzouten) te komen: de overgang van dieren met uitsluitend zachte weefsels, die niet of maar heel zelden fossiliseren (zoals in de Burgess Shale) naar dieren met gemineraliseerde weefsels (sponzen, schelpen *etc.*) vond plaats in het Cambrium (vanaf 550 miljoen jaar geleden); leven op aarde was er echter al 3,5 miljard geleden, en we missen dus fossielen van een periode van zo'n 3 miljard jaar, misschien met uitzondering van de onder ter sprake komende 'stromatolieten'.

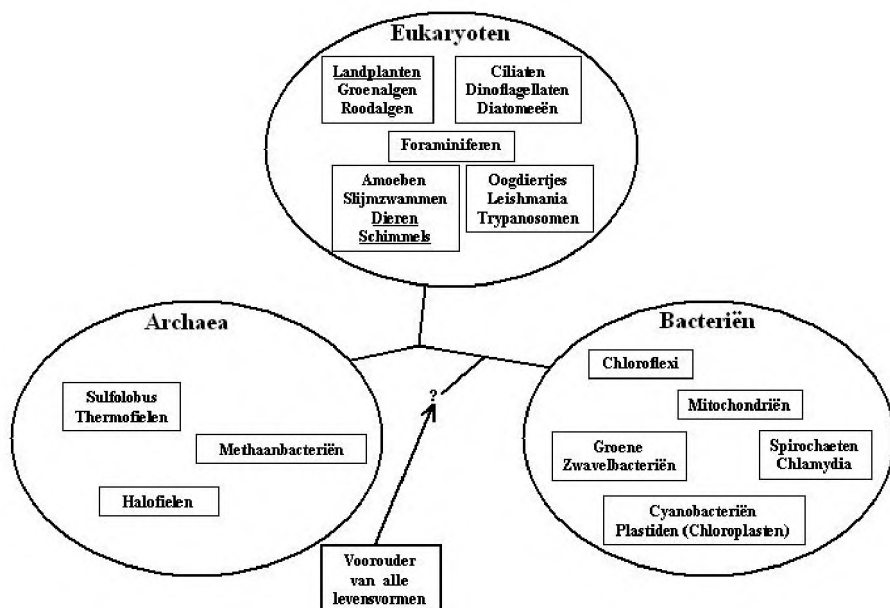
Evolutietheorie – het neodarwinisme voorbij

De indeling van leven op aarde

De huidige inzichten uit de moleculaire biologie en haar krachtige analyses van verwantschappen tussen organismen op basis van genomanalyses staan aan de basis van de indeling van al het leven op aarde.

Alle levende organismen kunnen verdeeld worden in twee groepen: de organismen met cellen *zonder* celkern (de prokaryoten) en organismen met cellen die *wel* een celkern hebben (de eukaryoten). De Amerikaanse microbioloog Carl Woese heeft twee decennia geleden argumenten aangedragen om de eerste groep in tweeën te delen (namelijk in Bac-

teriën en Archaea). Hij deelt dus al het leven op aarde in drie domeinen in: Bacteriën, Archaea en Eukaryoten. Op basis van genoomanalyse veronderstelt hij voor deze drie domeinen één gemeenschappelijke voorouder (conform Darwin).²⁰



Figuur 1. De drie domeinen van het leven. De levensvormen op aarde kunnen in drie domeinen worden ingedeeld: Archaea, Bacteriën en Eukaryoten. Alleen in het domein van de Eukaryoten komen meercellige levensvormen voor: landplanten, schimmels en dieren (onderstreept); de overige levensvormen betreffen ééncelligen. Alle levensvormen delen een gemeenschappelijke voorouder, aangegeven met een vraagteken (?); de bacteriën staan het dichtst bij die voorouder (pijl). Gemodificeerd uit: Woese & Fox, 1977.

²⁰ C. R. Woese & G. E. Fox, 'Phylogenetic Structure of the Prokaryotic Domain: The Primary Kingdoms', in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 74 (1977), p. 5088-5090.

Zoals geïllustreerd in figuur 1, staat het domein der Bacteriën het dichtst bij die (onbekende, maar op grond van onderzoek hypothetisch te formuleren) oerlevensvorm; dan is er het domein der Archaea, 'eenvoudige' eencelligen die vaak in extreme milieus leven (hoge zoutgehaltes, hoge temperaturen). Het domein der Eukaryoten omvat de één- of meercellige levensvormen waarvan de cel een kern bezit, een compartiment binnen de cel waar erfelijk materiaal opgeslagen ligt. Het merendeel der Eukaryoten betreft ééncelligen als algen, amoebes, flagellaten en foraminiferen; slechts drie takjes binnen het domein der Eukaryoten betreffen meercellige organismen: planten, schimmels en dieren (inclusief de mens).²¹

Het is goed om tot zich door te laten dringen dat de totale biomassa aan Prokaryoten (Bacteriën en Archaea samen), hoewel voor het blote oog onzichtbaar, naar schatting van de hoeveelheden koolstof die in Prokaryoten voorkomen minstens even groot is als die van alle planten op aarde.²²

Een belangrijk concept dat ten grondslag ligt aan de boom van het leven is dat al het leven op aarde met elkaar te maken heeft (van bacterie tot plant tot dier) en op één of andere manier met elkaar verbonden is. Darwin formuleerde zijn evolutietheorie zonder weet te hebben gehad van de grote rijkdom aan levensvormen in de domeinen der Archaea en Bacteriën. Zijn voorspelling dat al het leven op aarde een gemeenschappelijke voorouder zou moeten hebben vinden we ook in de indeling van Woese terug. Het moet echter gezegd, dat de darwiniaanse principes van soortvorming zoals we die in planten en dieren kennen, in ééncelligen weliswaar niet uitgesloten kunnen worden maar dat soortvorming onder eencelligen volgens processen lijkt te (zijn) ver-

21 Opmerkelijk is dat schimmels in de boom van het leven veel dichterbij de dieren staan dan planten.

22 W.B. Whitman, D.C. Coleman & W.J. Wiebe, 'Prokaryotes: The unseen majority', in: *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (1998), p.6578-6583.

lopen die we nog maar net beginnen te begrijpen. We komen daar hieronder op terug.

*Het ontstaan van de eerste levende organismen:
'net of life' naast 'tree of life'*

Met betrekking tot het ontstaan van leven is de momenteel meest aangehangen gedachte dat het leven begonnen is met het vermogen tot zelfrePLICATIE van moleculen, een intrinsieke eigenschap van complexe moleculen zoals ribonucleïnezuur (RNA).²³ We kunnen de chemische basis van leven zoals wij dat kennen samenvatten als een vertaling van RNA (of van DNA – deoxyribonucleïnezuur) naar eiwitten, waarna de zo gevormde eiwitten op hun beurt de stofwisselingsprocessen in de cel bepalen. DNA is de stabiele opslagvorm van genetische informatie (maar niet noodzakelijkerwijs de oudste variant van zelfrePLICERENDE moleculen). In onze cellen transporteert RNA de afgelezen DNA-informatie naar de eiwitten-producerende machinerie van de cel en laat die informatie daar in eiwit vertalen. Het zijn uiteindelijk de eiwitten die vorm en functie van een organisme bepalen. Deze procesketen speelt zich in ééncelligen af binnen de wand van die ene cel. We zouden de wand van een cel kunnen beschouwen als een scheidingswand tussen twee waterige compartimenten: het cytoplasma (de celinhoud) en de buitenwereld. Wat betreft het ontstaan van leven volgt hieruit dat de vorming van een celwand en de organisatie van de eiwitmachinerie tezamen moeten zijn geëvolueerd om tot simpele cellen te komen.

Aan het ontstaan van complexere cellen in het domein der Eukaryoten (cellen met kernen) ligt een fenomeen ten grondslag dat 'heterotrofie' wordt genoemd, letterlijk te ver-

23 S. Pino, F. Ciciriello, G. Constanzo, E. Di Mauro, 'Nonenzymatic RNA ligation in water' in: *Journal of Biological Chemistry* 283 (2008), p. 36494-36503.

talen als: het eten van andere organismen,²⁴ *in casu* prokaryote cellen. Op deze manier, zo is de meest gangbare gedachte, zijn er celonderdelen van de prokaryote cellen in eukaryote cellen terechtgekomen en daar vanwege een verstoord verteeringsproces aanwezig gebleven. Een proces dat als 'symbiose' te benoemen is, omdat het voor beide oorspronkelijke cellen een voordelig effect heeft gehad.²⁵ De ingesloten eencellige wordt 'endosymbiont' genoemd. Zo zijn waarschijnlijk zowel rode als groene algen ontstaan, ieder met specifieke endosymbionten. Vervolgens heeft er, zo wordt gedacht, een tweede 'endosymbiose-ronde' plaatsgevonden waarbij andere heterotrofe eukaryoten deze rode dan wel groene algen opnamen, waaruit vervolgens een wereld aan hoogontwikkelde eukaryote eencelligen is ontstaan.

Huidige vertegenwoordigers van die oorspronkelijke hoogontwikkelde eukaryoten dragen exotische namen als Unikonta (amoebes), Euglenozoa (oogdiertjes) en Ciliata (pantoffeldiertjes; paramecium).

Elke cel in ons menselijk lichaam heeft endosymbionten in zich, namelijk de mitochondriën, die de universele energiedrager ATP produceren en een centrale rol spelen in de energiehuishouding van de cel. Amoebes bewegen zich voort met schijnvoetjes (pseudopodia), en een dergelijk voortbewegingsmechanisme zien we in ons lichaam onder meer terug bij de macrofagen, cellen die betrokken zijn bij immunoreacties. Het oogdiertje heeft flagellen ontwikkeld, en dergelijke flagellen zijn in ons lichaam terug te vinden in bijvoorbeeld zaadcellen. Ciliën zoals ontwikkeld in het pantoffeldiertje vinden we terug in de cellen van ons bin-

24 'Heterotroof' betekent: door het eten van andere organismen voorzien in voeding. Dit staat tegenover 'autotroof': zelfvoedend. Autotrofe organismen kunnen bijvoorbeeld door fotosynthese in hun voeding voorzien.

25 L. Margulis, 'Biodiversity: Molecular biological domains, symbiosis and kingdom origins', in: *Biosystems* 27 (1992), p. 39-51.

nenoor. Mooiere voorbeelden van Darwins opmerking dat al het leven op een of andere manier met elkaar verbonden is zijn nauwelijks denkbaar.

Het moet bedacht, dat het bovengenoemde fenomeen van endosymbiose een voorbeeld is van een categorie van processen die grote theoretische vragen opwerpt voor de Darwiniaanse evolutietheorie. Endosymbiose is namelijk een van de gevallen waarin genetisch materiaal niet doorgegeven wordt aan het nageslacht, maar vrijelijk uitgewisseld wordt tussen organismen onderling ('horizontal gene transfer'). Dit horizontale transport van genetisch materiaal dat daarbij optreedt, valt daarom geheel buiten de scopus van Darwins verklaringsmodel voor evolutie.

Carl Woese heeft de hypothese gelanceerd dat de wereld aanvankelijk bevolkt was met eencellige organismen bij wie een dergelijk onderling uitwisselen van genetisch materiaal ('horizontal gene transfer') de dominante manier is geweest. Dit zou impliceren dat er toen geen sprake was van 'soorten', en dat die pas zouden zijn ontstaan toen organismen ophielden met dit vrijelijk uitwisselen tussen organismen onderling en genetische overdracht via voortplanting ('vertical gene transfer') opkwam.

Een goed begrip van endosymbiose processen en in ruimere zin van horizontale en verticale genetische overdrachtsprocessen is nodig voor een uitbreiding of aanpassing van de evolutietheorie zodat die ook verklarende kracht kan krijgen binnen de domeinen der Archaea en Bacteriën.²⁶

Een nog niet uitgeklaard punt is het bestaan in de vroege ontwikkeling van de eencellige levensvormen van een 'net of life', een complex en sterk verweven netwerk van ééncel-

²⁶ Effecten van een 'horizontal gene transfer' zien we momenteel nog in de mitochondriën in de cellen van planten en dieren. Ze hebben eigen DNA dat stukken bevat afkomstig uit het kern-DNA van de gastheer cel, en omgekeerd.

lige levensvormen die onderling genetisch materiaal uitwisselden. Dit lijkt vooralsnog niet te rijmen met een levensboom met één enkele levensvorm als startpunt, omdat er zo onder de boom een 'wirwar' van lijnen getekend moet worden.²⁷ We beginnen nog maar net in te zien dat in dat netwerk processen spelen als 'horizontal gene transfer', het doorgeven van genetische informatie tussen verschillende soorten eencelligen, in plaats van het darwinische doorgeven van genetische informatie naar een volgende generatie.

De moleculaire biologie van vandaag 'draait' overigens op dit soort fenomenen, bijvoorbeeld als men bacteriën modificeert om een eiwit naar keuze van de onderzoeker tot expressie te brengen door een vreemd stuk DNA in het genoom van de bacterie in te brengen. Een ander proces waarbij sprake is van een vorm van 'horizontal gene transfer' is als een cel geïnfecteerd wordt door een virus en 'gedwongen' wordt het virale genoom te vermenigvuldigen. U kent het van de griep. De stimulans die van dit soort nieuwe kennis uitgaat is dat de biologie niet alleen moet kijken naar de boom van het leven 'boven de grond', maar, om het beeld door te trekken, ook onder de grond naar de ogenschijnlijke wirwar van zijn wortels, dat wil zeggen, naar de complexiteit van het vroegste eencellige leven op aarde, waarin zowel horizontale (niet soortgebonden) als verticale (de klassieke geslachtelijke voortplanting) overdracht van genetisch materiaal een rol zal hebben gespeeld.

Het ontstaan van meercellig leven

Zoals boven aangegeven, komt binnen de drie domeinen van het leven op aarde alleen in het domein der Eukaryoten meercellig leven voor, en welbeschouwd ook daar slechts

27 V. Kunin, L. Goldovsky, N. Darzentas, C.A. Ouzonis, 'The net of life: Reconstructing the microbial phylogenetic network', in: *Genome Research* 15 (2005), p. 954-959

sporadisch, want enkel in de takken planten, schimmels en dieren. Algemeen wordt aanvaard dat de eerste stappen op weg naar meercelligheid zijn gezet in speciale samenlevingsvormen van meerdere soorten eencelligen. Zo zijn er structuren bekend uit de oudste, de 'pre-cambrische', periode (die ongeveer 85 % van onze aardgeschiedenis beslaat, en loopt tot zo'n 550 miljoen jaar geleden) die gezien worden als een aanzet tot meercellig leven, namelijk de zogeheten 'stromatolieten' (letterlijk: 'gelaagde stenen'). Dit zijn grote (soms meterslange) structuren die zijn ontstaan doordat eencelligen zich in dunne lagen ('biofilms') afzetten op een ondergrond, waarbij ze vaak slijm afscheiden.²⁸ Er komen steeds van zulke lagen bij, waardoor ze uiteindelijk groeien tot grote gelaagde structuren. Symbiose in zulke biofilms leidde tot taakverdeling, tot specialisatie en reductie in functies en vervolgens tot onderlinge afhankelijkheid van de betrokken eencelligen.²⁹

Dergelijke stromatolieten zijn waarschijnlijk ingewikkelde consortia van ééncelligen geweest die op elkaar aangewezen raakten vanwege steeds complexere behoeftes van een steeds ingewikkelder of verder gespecialiseerdere stofwisseling. En waarom zouden eukaryoten niet tot die biofilms hebben behoord? Het is makkelijk voor te stellen dat in biofilms die tot stromatolieten leidden alledrie de domeinen van het leven vertegenwoordigd zijn geweest en dat horizontale genoverdracht ook daarin, in die symbiose, in dat eenvoudige ecosysteem, een cruciale rol heeft gespeeld.

Fossiele stromatolieten behoren tot de oudste (3,5 miljard jaar) fossielen op aarde. Stromatolieten beleefden hun grote bloei 1,25 miljard jaar geleden; ze zijn er ook nu nog,

28 Bekende voorbeelden van een biofilm zijn tandplak of aanslag op een aquariumruit.

29 M.R. Walter, 'Archean stromatolites: Evidence of the earth's earliest benthos', in: *Earth's earliest biosphere: Its origin and evolution*, Princeton, Princeton University Press, 1983, p 187-213.

maar komen nu nog maar zeer beperkt voor. Eén theorie verklaart de afname van stromatolieten door aan te nemen dat onbekende complexe zachte levensvormen (die dus nooit kunnen zijn gefossiliseerd) de biofilms 'afgraasden' en dat zo verdere bloei van deze levensvorm stopte, een verklaring die de klok voor het ontstaan van ook complex leven terugzet tot ver voor het Cambrium.

Stromatolieten komen zoals gezegd nog steeds, zij het zeldzaam, voor op aarde. We vinden ze onder andere in ondiepe tropische wateren rond Australië (Lake Thetis, Shark Bay) en bij de Bahama's. De ouderdom van stromatolieten plaatst de evolutionaire geschiedenis van gewervelde dieren (begonnen zo'n 450 miljoen jaar geleden) of van de moderne mens (begonnen zo'n 200.000 jaar geleden) in een bijna onvoorstelbaar perspectief. Het is voor ons maar moeilijk voor te stellen hoe er ruim 3 miljard jaar evolutie moet zijn voorafgegaan aan het ontstaan van de eerste gewervelde dieren en wat er in die tijd allemaal is gebeurd. De nog steeds onbegrijpelijke complexiteit van een enkele cel in ons lichaam weerspiegelt die lange moeilijk te reconstrueren geschiedenis.

Ook de relatief erg korte periode van 250.000 jaar voor de ontstaansgeschiedenis van de moderne mens is moeilijk te vatten in bijvoorbeeld de context van 450 miljoen jaar evolutie van gewervelde dieren. Het vormen van een juist tijdsbeeld is een van de lastigste aspecten van begripsvorming rond de evolutie van leven op aarde; in het bijzonder is het erg moeilijk om ons voor te stellen welke evolutionaire processen 3 miljard jaar lang moeten zijn opgetreden die de weg geplaveid hebben voor het ontstaan van complexe meercellige levensvormen.

De evolutie van de mens

Snelle evolutie

De evolutie van de mens begon circa 6 miljoen jaar geleden met de opkomst in centraal Afrika van kleine zogenaamde hominiden, en *Sahelanthropus tchadensis* is de oudst bekende vertegenwoordiger van die hominiden. Een veel gehoorde uitspraak is dat de mens uit mensapen zou zijn geëvolueerd. Dit is onjuist: wel hebben de hominiden (waartoe ook de moderne mens behoort) en de grote mensapen een gemeenschappelijke voorouder gehad in de Afrikaanse grote apen, waarvan over miljoenen jaren de nieuwe soorten zijn afgesplitst. De schattingen voor de tijdstippen waarop dit voor de onderscheiden soorten gebeurde zijn: 16 tot 12 miljoen jaar geleden voor de orang oetan, 8.4 tot 6.2 miljoen jaar geleden voor de gorilla, en 6.2 tot 4.6 miljoen jaar geleden voor de chimpansee.³⁰ Na de afsplitsing van de chimpansees spreken we van hominiden. Het genus *Homo* splitste zich ruim 2 miljoen jaar geleden in Afrika af van de hominiden, en zo'n 250.000 jaar geleden begon de opkomst van de moderne mens, *Homo sapiens*. De genus *Homo* heeft dus wel een gemeenschappelijke voorouder met de chimpansee, maar stamt niet van de chimpansee af. Opgemerkt dient dat binnen het genus *Homo* zich meerdere soorten en ondersoorten (onder meer *H. erectus* in Azië en *H. neanderthalensis* in Europa) hebben ontwikkeld die zijn uitgestorven. *Homo sapiens* is de enige nog levende soort van het genus *Homo*. Op de evolutionaire tijdschaal is de evolutie van de mens dus niet alleen zeer laat ingezet, maar ook zeer snel verlopend. Dit laatste wijst erop dat er kennelijk sprake

30 F.C. Chen & W.H. Li, 'Genomic divergences between humans and other hominoids and the effective population size of the common ancestor of humans and chimpanzees', in: *American Journal of Human Genetics* 68 (2001), p. 444-456.

was van een grote selectiedruk die de eigenschappen van *Homo sapiens* begunstigde. De vraag voor biologen is wat dan het kenmerk is geweest dat voor dit selectieve voordeel heeft gezorgd.

Hersenen en taal

De misschien wel opmerkelijkste adaptatie in de evolutie van de mens is de ontwikkeling van de grote hersenen. Het zijn de voorhersenen ('telencephalon') die in de gewervelde dieren, met name de zoogdieren, grote ontwikkelingen en groei kunnen doormaken om uiteindelijk de 'grote hersenen' ('cerebrum') te vormen. Het cerebrum van de moderne mens is bijzonder in die zin dat dit onderdeel van de hersenen relatief erg groot is, zelfs in belangrijke mate het totaal hersenvolume bepaalt. De vraag rijst of hersenvolume direct te koppelen is aan intelligentie. Dat blijkt niet zo te zijn want de hersenvolumes van grote zoogdieren als walvissen, olifanten en dolfijnen zijn aanzienlijk groter dan van de grootste menselijke hersenen die beschreven zijn. We zullen ook *in* de hersenen moeten kijken. Bij de dolfijn blijkt dan dat deze veel minder zenuwcellen bevatten dan de hersenen van andere zoogdieren; wel bevatten dolfijnenhersenen zeer veel steuncellen, en het zijn die steuncellen die de temperatuursregulatie van de hersenen verzorgen. Recent onderzoek heeft aannemelijk gemaakt dat het grote hersenvolume van de dolfijn niet, wat vaak abusievelijk wordt gedacht, een adaptatie in verband met intelligentie is, maar een aanpassing om de hersenen in koud water op temperatuur te houden. Een eenvoudig te begrijpen, maar mogelijk bedrieglijke adaptatie.³¹

De hersenen van de mens daarentegen bevatten buiten-

31 P. Manger, 'An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain', in: *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81 (2006), p. 293-338.

gewoon veel zenuwcellen: hun aantal wordt geschat op zo'n 100 miljard. Niet alleen dit duizelingwekkende aantal zenuwcellen maakt de hersenen van de mens bijzonder, maar met name ook het aantal verbindingen tussen zenuwcellen (synapsen), want dat is mede bepalend voor de mogelijkheden van de hersenen. De geschatte ruim 100 biljoen synapsen (100.000.000.000.000) in onze hersenen zijn letterlijk astronomisch.³² Het rekensommetje is gauw gemaakt dat ieder neuron gemiddeld duizend synapsen kent. Sommige eenvoudige neuronen zullen lage aantallen synapsen hebben; complexere neuronen die integratieve functies vervullen en een hoge informatiestroom coördineren, zoals pyramidecellen in cortexstructuren, hebben misschien wel honderdduizend synapsen per cel.

Nu is een dergelijke vergaande specialisatie van zenuwcellen beslist niet voorbehouden aan *Homo sapiens*. In elektrische vissen vinden we pyramidecellen in de schors van de kleine hersenen ('cerebellum'), die minstens zo complex zijn als vergelijkbare cellen in de schors van menselijke grote hersenen. Betekent dit dat deze vissen en mensen in dezen op eenzelfde lijn staan? Nee. Want er is ook een groot verschil: bij de genoemde elektrische vissen hebben de hoogcomplexen neuronen een bepaalde specifieke functie (namelijk oriëntatie met behulp van het elektrisch veld dat de vis produceert³³). Bij mensen dienen ze een veelheid van complexe functies.

Bijzonder voor mensen is derhalve dat zij hoogwaardige hersenen hebben zowel qua kwantiteit aan neuronen als qua kwaliteit dankzij de gigantische hoeveelheid synapsen, die bovendien een variëteit aan hoogcomplexen vermogens

32 Y. Tang, J.R. Nyengaard, D.M.G. De Groot & H. J. G. Gundersen, 'Total regional and global number of synapses in the human brain neocortex', in: *Synapse* 41 (2004), p. 258-273.

33 T.H. Bullock & W. Heiligenberg, *Electroreception*, New York, NY : Wiley, 1986.

ondersteunen. Een van die vermogens is een vermogen dat de mens binnen de zoogdieren een uitzonderlijke positie geeft, namelijk zijn vermogen taal te produceren, en preciezer: taal met syntaxis en grammatica. Dit hoogontwikkelde vermogen tot taal stelt de mens in staat niet alleen informatie over te dragen over zaken hier en nu, maar ook onder meer om te denken en te praten over verleden en toekomst, over feiten, wensen en mogelijkheden, en dat met anderen te delen. Vooralsnog is zo'n vermogen bij geen ander levend organisme aangetroffen.³⁴

Natuurlijk is de biologische vraag spannend hoe het komt dat bij de chimpansee, die genetisch zo dicht bij de mens staat, de hersenen zoveel minder ver ontwikkeld zijn dat die niet tot hoogontwikkelde taal in staat is. Daarop worden tot op heden zeer verschillende antwoorden gegeven. Zo worden er verklaringen gezocht in het feit dat de chimpansee een boombewoner is gebleven en dat mensen de savanne op zijn gegaan, rechtop zijn gaan lopen en gewoond hebben aan rivieren en zich daar gevoed hebben met schelpdieren en vissen (belangrijke voeding voor de ontwikkeling van hersenen). Of dat de andere leefomgeving de houding van de mens heeft veranderd, waardoor onder meer het menselijk strottenhoofd een dusdanige plaats heeft gekregen dat spreken technisch mogelijk werd. Dat het ontwikkelen van instrumenten, het jagen en/of het onderhouden van sociale contacten buiten de kring van directe verwanten zorgden voor de grote hersentoeename (of erdoor mogelijk werden?) en daarmee voor een grote taalvaardigheid.³⁵

Ongetwijfeld zijn er nog veel meer (deel)verklaringen. Wát echter ook de precieze verklaring mag zijn, feit blijft dat

34 A. Varki & T.K. Altheide, 'Comparing the human and chimpanzee genomes: Searching for needles in a haystack', in: *Genome Research* 15 (2005), p. 1746-1758.

35 B.G. Campbell, *Human evolution: An introduction to man's adaptations*, Piscataway, New Jersey, 2009, p. 141-409.

kennelijk het leven in een andere biologische niche zo'n verschil in selectiedruk heeft veroorzaakt dat het twee soorten heeft opgeleverd (chimpansee en mens) die qua hersenvermogens en taalvermogens drastisch van elkaar verschillen.

Zoals Darwin constateerde: 'Het intellect moet voor de mens het allerbelangrijkst zijn geweest, zelfs in een zeer ver verwijderde periode, daar het hem in staat stelde om taal te gebruiken, om wapens, werktuigen, vallen *etc.* uit te vinden en te vervaardigen; middelen waarmee hij, in combinatie met zijn sociale gewoonten, langgeleden het meest dominerende werd van alle levende schepselen'.³⁶

Waar ongerichte variëteit en gerichte selectie al niet toe kan leiden! Voor biologen die de ongerichtheid en toevalligheid van het evolutieproces benadrukken (zoals Stephen Jay Gould) geldt de mens als een 'schitterend ongeluk'. Voor de biologen die sterker de gerichte selectie en de beperkende condities van de evolutie benadrukken (zoals Stuart Kauffman en Simon Conway Morris) is het ontstaan van een intelligent wezen als de mens een onvermijdelijkheid. Maar of wij mensen nu een 'accident' zijn of 'onvermijdelijk te verwachten', onze uitzonderlijke hersen- en taalvermogens maken ons in ieder geval 'bijzonder', en wel met name omdat we juist dankzij deze vermogens onszelf hierover kunnen verwonderen, en met elkaar daar uiting aan kunnen geven in kunst en religie, in cultuur en wetenschap.

³⁶ C. Darwin, *De afstamming van de mens en selectie in relatie tot sekse*, Amsterdam, Uitgeverij Nieuwezijds, 2002, i.390.